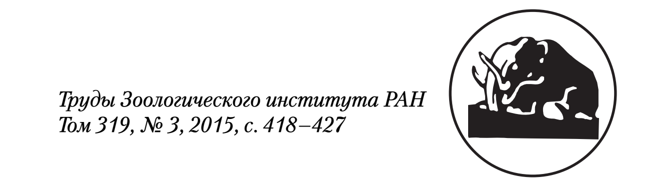
Труды Зоологического института РАН
Том 319, № 3, 2015, с. 418–427



УДК 599.323.4

ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ И ПОСТНАТАЛЬНОГО ОНТОГЕНЕЗА ПОЛЕВКИ ГРОМОВА (*ALEXANDROMYS GROMOVI* VORONTSOV ET AL., 1988)

С.А. Саблина*, Е.П. Тихонова и Ф.Н. Голенищев

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: sve-sablina@yandex.ru

РЕЗЮМЕ

Исследования проводили на лабораторной колонии полевок *Alexandromys gromovi* Vorontsov et al., 1988 из Хабаровского края. В размножении участвовали 9 пар полевок первого и второго поколений. Девятнадцать пометов (79 детенышей) с 1-го по 14-ый день ежедневно взвешивали и измеряли. Регистрировали вес, длину тела, хвоста и ступни. Отмечали особенности развития детенышей (сроки обособления ушных раковин, расхождения пальцев на передних и задних конечностях, прорезывания верхних и нижних резцов, прозревания, формирования волосяного покрова) и некоторые элементы поведения. Проведено сравнение полученных результатов с литературными данными по полевкам *A. mongolicus* и *A. middendorffii* (группы «*mongolicus*»), с которыми полевка Громова наиболее близка по данным молекулярно-генетического анализа, а также с *A. maximowiczii*, подвидом которой ее изначально считали. Обнаружено сходство в развитии детенышей *A. gromovi* и *A. mongolicus* по важным для перехода к самостоятельной жизни признакам (обособление ушных раковин, прорезывание резцов, прозревание), а наибольшие различия наблюдаются между *A. gromovi* и *A. maximowiczii.*

Ключевые слова: онтогенез, размножение, сравнение, *Alexandromys gromovi, A. mongolicus, A. middendorffii, A. maximowiczii*

FEATURES OF REPRODUCTION AND POSTNATAL ONTOGENESIS IN THE GROMOV VOLE (*ALEXANDROMYS GROMOVI* VORONTSOV ET AL., 1988)

S.A. Sablina*, E.P. Tikhonova and F.N. Golenishchev

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences,Universitetskaya Emb.1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: sve-sablina@yandex.ru

ABSTRACT

The research was carried out on a laboratory colony of voles *Alexandromys gromovi* Vorontsov et al., 1988 from Khabarovsk Territory. Nine couples of the first and second laboratory generations were involved in reproduction. Nineteen litters (79 pups) were weighed and measured every day for two weeks. Weight, length of the body, tail and foot were recorded. Special aspects of pups development (time of ears separation, dactyl's apostatis on the fore- and hindlimbs, teething of upper and lower incisors, eyes opening, hairline formation) and behaviorial patterns were registered. Results were compared with literature data on voles *A. mongolicus* and *A. middendorffii* («*mongolicus*» bunch), which are closest to *A. gromovi* on molecular-genetic data, and *A. maximoviczii* (*A. gromovi* was previously seen as its subspecies). Similarities of young ones growth and signs of maturity (separation of ears, teething of incisors, eyes opening) were revealed during the comparison with *A. mongolicus*. The biggest difference was observed between *A. gromovi* and *A. maximowiczii.*

Key words: ontogeny, reproduction, comparison, *Alexandromys gromovi, A. maximowiczii, A. mongolicus, A. middendorffii*

**Автор-корреспондент / Corresponding author*

ВВЕДЕНИЕ

В 1988 г. Н.Н. Воронцовым [Vorontsov et al.] (1988) с соавторами был описан подвид полевки Максимовича – *Microtus maximowiczii gromovi* – из юго-восточной Якутии. Подвид отличался кариологически (2n = 44, NF = 60) и морфологически (сложностью структуры M3 и m1). В ранге подвида этот таксон встречается в сводках Мейер и др. [Meyer et al.] (1996); Павлинов и Россомимо [Pavlinov and Rossolimo] (1998); Musser and Carleton [Musser and Carleton] (2005). А.А. Поздняков [Pozdnyakov] (1996), изучая морфотипы m1, высказал предположение, что, возможно, *Microtus maximowiczii gromovi* является самостоятельным видом. Дальнейшие исследования показали, что статус этого таксона должен быть повышен до видового на основании размеров черепа (более мелкий, чем у других подвидов полевки Максимовича) и усложненной формы M^3 (Шереметьева и др. [Sheremetyeva et al.] 2006; Sheremetyeva et al. 2008). В настоящее время полевки Громова и Максимовича, а также виды, взятые нами для сравнения (полевки Миддендорфа и монгольская), относят к роду *Alexandromys* Ognev, 1914 (Abramson and Lissovsky 2012; Voyta et al. 2013). Оказалось, что *Alexandromys gromovi* Vorontsov et al., 1988 хорошо дифференцирован от *A. maximowiczii* Schrenk, 1859 как по морфологии, так и по кариологии и может рассматриваться как отдельный вид (Kartavseva et al. 2008; Sheremetyeva et al. 2009; Lissovsky et al. 2010; Лисовский и Оболенская [Lisovski and Obolenskaya] 2011; Voyta et al. 2013). При проведении молекулярно-генетического анализа было обнаружено, что полевка Громова наиболее близка к *A. middendorffii* Poljakov, 1881, и они вместе с *A. mongolicus* Radde, 1861 образуют самостоятельную кладу (группа «mongolicus»), сестринскую к видам группы «calamorum» (Bannikova et al. 2010; Haring et al. 2011; Павлинов и Лисовский [Pavlinov and Lisovskyi] 2012).

Особенности размножения и постнатального онтогенеза видоспецифичны. Видовые различия темпов роста и развития детенышей проявляются особенно заметно в течение первых недель «периода интенсивного роста» (Шмальгаузен [Shmalgauzen] 1935; Башенина [Bashenina] 1977; Зоренко [Zorenko] 1981; Цветкова и Кривошеев [Tsvetkova and Krivosheev] 1985; Маликов и Мейер [Malikov and Meyer] 1990; Саблина и Тихонова [Sablina and Tihonova] 2012) и сохраняются на протяжении многих поколений лабораторного разведения животных (Мейер [Meyer] 1978, 1980).Следовательно, их изучение не только проясняет историю жизни представителей интересующей нас формы, но и дает дополнительную информацию для уточнения ее таксономического статуса.

Постнатальный онтогенез полевки Громова до сих пор остается не исследованным. Целью настоящей работы было описание характерных черт репродукции *A. gromovi* и их сравнение с результатами, полученными ранее другими авторами по полевкам *A. maximowiczii, A. mongolicus* и *A. middendorffii.*

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Лабораторная колония *A. gromovi* включала потомков животных, отловленных в 2010 г. (4 самки и 2 самца) у оз. Алеутское (Хабаровский край). Полевок содержали в виварии Зоологического института РАН, где в течение 3 лет за ними наблюдали. Животные жили парами или небольшими семейными группами в стеклянных боксах (50×25×30см) при температуре 18–20 °С и световом режиме: 12 часов – свет, 12 часов – темнота. В качестве подстилочного материала использовали опилки и сено. В пищевой рацион входили овощи и овес, к которым периодически добавляли хлеб, ветви ивы, а в летний период – свежую траву.

При описании роста полевок использовали детенышей, полученных от 9 пар первого и второго лабораторных поколений. Были обследованы 19 пометов, включавших 79 детенышей. В анализ вошли 13 межродовых интервалов. Величину выводка оценивали в первые сутки после рождения. Пол детенышей определяли на третьи сутки. Смертность детенышей учитывали с 1-го по 18-й день (Табл. 1). Для характеристики роста полевок использовали стандартные показатели. Ежедневно с 1-го по 14-й день измеряли вес тела – P, длину тела – L, хвоста – C и ступни – Pl. Регистрировали особенности развития детенышей: сроки обособления ушных раковин, расхождение пальцев на передних и задних конечностях, прорезывание верхних и нижних резцов, прозревание, фиксировали изменения окраски и формирование шерсти. Отмечали развитие двигательной активности и поведения с 1-го по 14-й день.

Удельную скорость роста детенышей вычисляли по формуле:

$$C_W = \frac{W_2 - W_1}{W\,(t_2 - t_1)} \times 100\%,$$

где: W_2– конечный размер за данный период,

W_1– начальный размер,

W– средний размер $\left(W = \frac{W_2 + W_1}{2}\right)$,

t_1– начальное время,

t_2– конечное время.

Статистическая обработка полученных данных была выполнена с помощью стандартного приложения прикладных программ «Statistica 6.0» для ПК. Отличия считались значимыми при $P<0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размножение полевок *A. gromovi* в виварии ЗИН происходило круглогодично, однако его темпы были не стабильны, и при равных условиях содержания оно могло приостанавливаться в разные сезоны года.

Детеныши *A. gromovi* рождаются голыми, слепыми, без зубов, с плотно прижатыми к голове ушными раковинами; пальцы на передних и задних конечностях не разделены. Новорожденные имеют интенсивно розовую окраску, которая к концу первых суток бледнеет, и появляется более темная пигментация спины, едва заметные вибриссы. К концу первой недели детеныши приобретают короткий бархатистый волосяной покров, а в возрасте 2 недель шерстка почти не отличается от таковой у взрослых животных.

Локомоция и поведение. Двигательная активность новорожденных ограничивается изгибаниями тела, приподниманием головы над субстратом. К концу первых суток жизни перевернуться со спины на живот могут 45% детенышей, на вторые сутки – 71%, на третьи – 88%, а на четвертые сутки с этим справляются все детеныши. На вторые-третьи сутки, работая передними лапами, детеныши двигаются вокруг своей оси, тыкаясь мордочкой и разгребая лапами субстрат, пытаются зарываться.

Таблица 1. Сравнение особенностей размножения полевок *Alexandromys gromovi, A. mongolicus, A. middendorffii* и *A. maximowiczii* (* в скобках – пределы изменчивости признаков).

Table 1. Comparison of the reproduction features of voles *Alexandromys gromovi, A. mongolicus, A. middendorffii* and *A. maximowiczii* (* in brackets – limits of character variation).

Вид (Species)	Число детенышей в помете (Litter size)	Межродовой интервал, дни (Interval between litters, days)	Соотношение полов детенышей (Sex ratio of pups)	% гибели детенышей первые 18 дней (% of pup deaths during the first 18 days)	Источник (Source)
A. gromovi	4.2 (1–7)*	42.8 (22–85)	1:1	35.4	Наши данные (Our data)
A. mongolicus	3.1	62.3	1:1	23.2	Мейер и др. [Meyer et al.] 1996
	(5–8)				Павлов [Pavlov] 1966
A. middendorffii	4.5 (1–8)	32.9 (19–50)	1:1	30.4	Мейер и др. [Meyer et al.] 1996
A. maximowiczii	4.2 (1–9)	31.9 (17–150)	1:1	27.1	Мейер и др. [Meyer et al.] 1996

Таблица 2. Удельная скорость роста полевок *Alexandromys gromovi, A. mongolicus, A. middendorffii* и *A. maximowiczii* с 1-го по10-й день развития (%).

Table 2. Specific growth rate of voles *Alexandromys gromovi, A. mongolicus, A. middendorffii* and *A. maximowiczii* from the 1st to 10th days of the development (%).

Вид (Species)	Вес (Weight), %	Длина тела (Body length), %	Длина хвоста (Tail length), %	Длина стопы (Foot length), %	Источник (Source)
A. gromovi	10.1	4.3	7.8	7.9	Наши данные (Our data)
A. mongolicus	9	4.3	7.7	7.2	Мейер и др. [Meyer et al.] 1996
A. middendorffii	–	–	–	–	Данных нет (No data)
A. maximowiczii	9.7	4.4	7.8	8.6	Мейер и др. [Meyer et al.] 1996

Таблица 3. Сравнение массы и размеров тела у взрослых полевок *A. gromovi*, *A. mongolicus*, *A. middendorffii* и *A. maximowiczii*: f – самка, m – самец; * в скобках – пределы изменчивости признаков.

Table 3. Comparison of the body weight and size in the adult voles *A. gromovi*, *A. mongolicus*, *A. middendorffii* and *A. maximowiczii*: f – female, m – male; * in brackets – limits of character variation.

Вид, регион (Species, range)		Вес, г. (Weight, g)	Длина тела, мм (Body length, mm)	Длина хвоста, мм (Tail length, mm)	Длина стопы, мм (Foot length, mm)	Длина ушной раковины, мм (Ear length, mm)	Число особей (Number of specimens)	Источник (Source)
A. gromovi, Хабаровский кр. (Khabarovsk Ter.)	f	26.1 (17.0–37.0)*	113.0 (95.0–125.0)	34.2 (28.0–41.0)	17.3 (17.0–18.0)	12.1 (10.0–13.0)	6	Наши данные (Our data)
	m	35.3 (20.5–50.5	115.1 (100.0–130.0	38.3 (33.0–44.0)	17.4 (16.0–19.5)	12.5 (12.0–13.0)	7	
A. mongolicus, Читинская обл. (Chitinskaya Prov.)	f	21.2 (12.5–39.5)	98.7 (81.0–123.0)	30.0 (21.0–39.0)	15.6 (12.0–18.0)	11.1 (7.0–14.0)	43	Мейер и др. [Meyer et al.] 1996
	m	24.1 (13.8–40.4)	103.1 (83.0–118.0)	28.5 (20.0–35.0)	15.2 (14.0–17.0)	10.9 (8.0–15.0)	40	
A. middendorffii, окр. Лабытнанги (vicinity of Labitnangi)	f	34.3 (20.0–45.6)	112.0 (110.0–116.0)	26.3 (25.0–32.0)	17.3 (16.0–19.0)	11.0 (10.0–11.0)	4	Мейер и др. [Meyer et al.] 1996
	m	49.2 (29.8–70.0)	126.6 (105.0–150.0)	29.2 (23.0–42.0)	17.4 (15.0–19.0)	12.3 (11.0–15.0)	11	
A. maximowiczii, Амурская обл. (Amurskaya Prov.)	f	53.5 (32.0–89.7)	123.6 (115.0–135.0)	41.0 (28.0–49.0)	19.5 (18.0–22.0)	14.2 (13.0–15.0)	18	Мейер и др. [Meyer et al.] 1996
A. maximowiczii, Читинская обл. (Chitinskaya Prov.)	m	64.9 (24.3–95.2)	133.6 (114.0–152.0)	48.0 (37.0–57.0)	20.2 (18.0–22.0)	14.2 (13.0–15.0)	13	

В возрасте недели они ползают, при этом в основном работают передние конечности; часто, потеряв равновесие, они падают на бок, активно зарываются. В возрасте 10 дней – ходят, приподнимаясь на трясущихся лапах, с 12-го дня – быстро бегают, вырываются из рук, пытаются кусаться. В возрасте 2 недель локомоция детенышей не отличается от локомоции взрослых полевок.

Из элементов социального поведения наблюдали: с 4-го дня – подлезание друг под друга, тенденцию к скучиванию; в недельном возрасте – активное скучивание; с 12-го дня – назо-назальные контакты, с 13-го – следование друг за другом. Из элементов комфортного поведения было отмечено: с 5-го дня – очищение себя задними лапами, с 11-го – умывание, сидя на задних лапах. Вертикальные стойки как элемент исследовательского поведения мы наблюдали с 13-го дня. Попытки есть твердый корм (морковь, сено) зарегистрированы с12-го дня. Что касается звуков, призывный «писк покинутого детеныша» характерен лишь первые четыре дня, на 5-й день он довольно редок, а в последующие дни исчезает полностью. С 5-го дня потревоженные в гнезде детеныши резко вздрагивают, в возрасте недели расползаются в разные стороны.

Особенности размножения. Из основных показателей интенсивности размножения полевок *A. gromovi* следует отметить, что средний интервал между пометами составил 42.8 дней, минимальный – 22 дня, число детенышей в помете колебалось от 1 до 7, в среднем – 4.2. Процент гибели детенышей за первые 14 дней составляет 26.58%, а к 18-му дню достигает 35.40%. Число детенышей в пометах *A. gromovi* сравнимо с таковым у

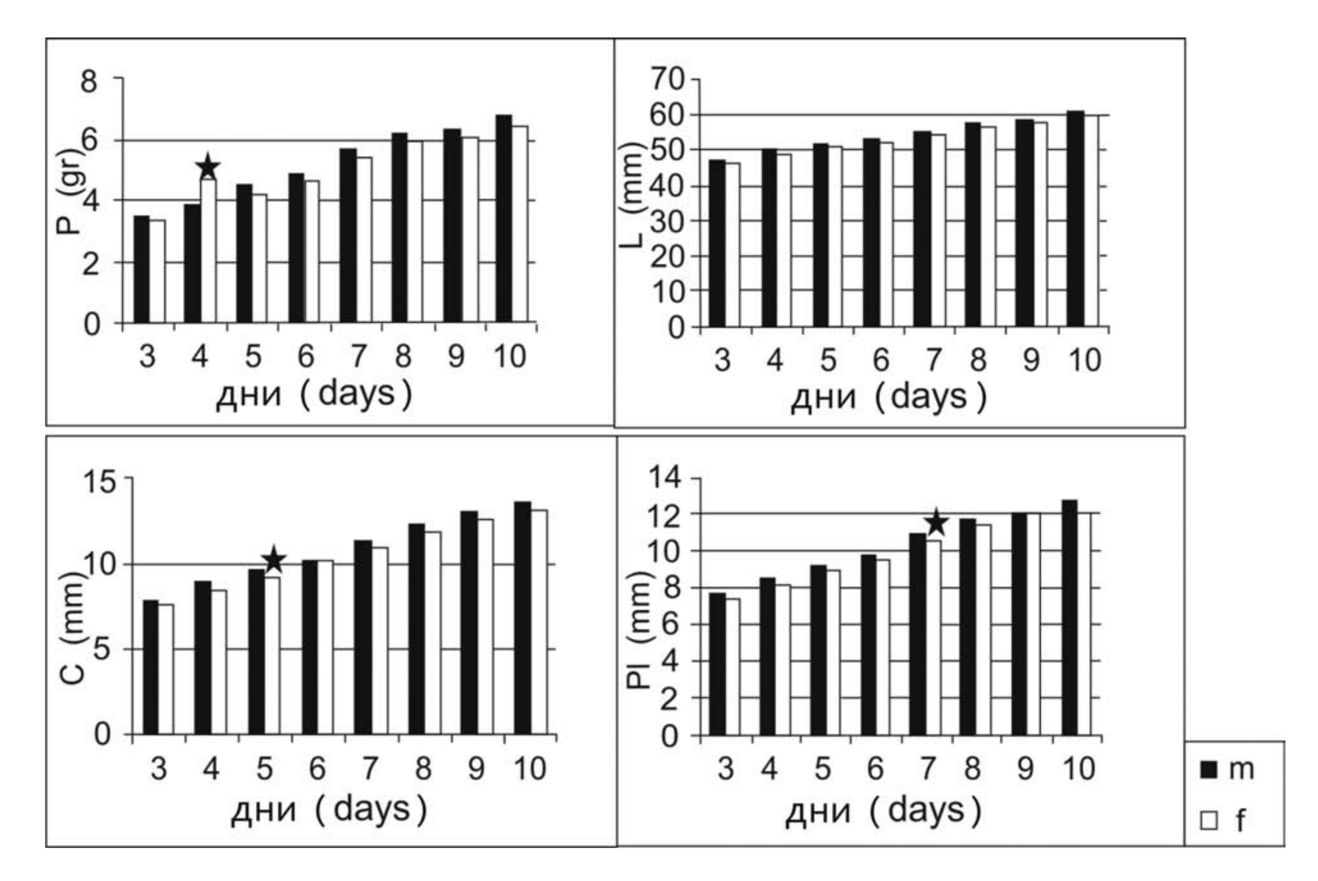


Рис. 1. Проявление полового диморфизма у детенышей *A. gromovi* с 3-го по 10-й день развития: m – самцы, f – самки.
Fig. 1. Manifestation of the sexual dimorphism in the *A. gromovi* pups from the 3rd to 10th days of the development: m – males, f – females.

Таблица 4. Рост детенышей *Alexandromys gromovi*.
Table 4. Growth of the *Alexandromys gromovi* pups.

Признаки (Characters)	1-й день (1st day)	7-й день (7th day)	14-й день (14th day)
	Среднее (Mean) M±m (N)	Среднее (Mean) M±m (N)	Среднее (Mean) M±m (N)
Вес, г (Weight, g)	2.466±0.058 N=41	5.509±0.149 N=43	7.89±0.204 N=38
Длина тела, мм (Body length, mm)	40.415±0.341 N=41	54.604±0.433 N=43	67.605±0.687 N=38
Длина хвоста, мм (Tail length, mm)	6.33±0.079 N=40	11.058±0.119 N=43	15.697±0.179 N=38
Длина стопы, мм (Foot length, mm)	5.87±0.082 N=41	10.686±0.113 N=43	14.289±0.128 N=38

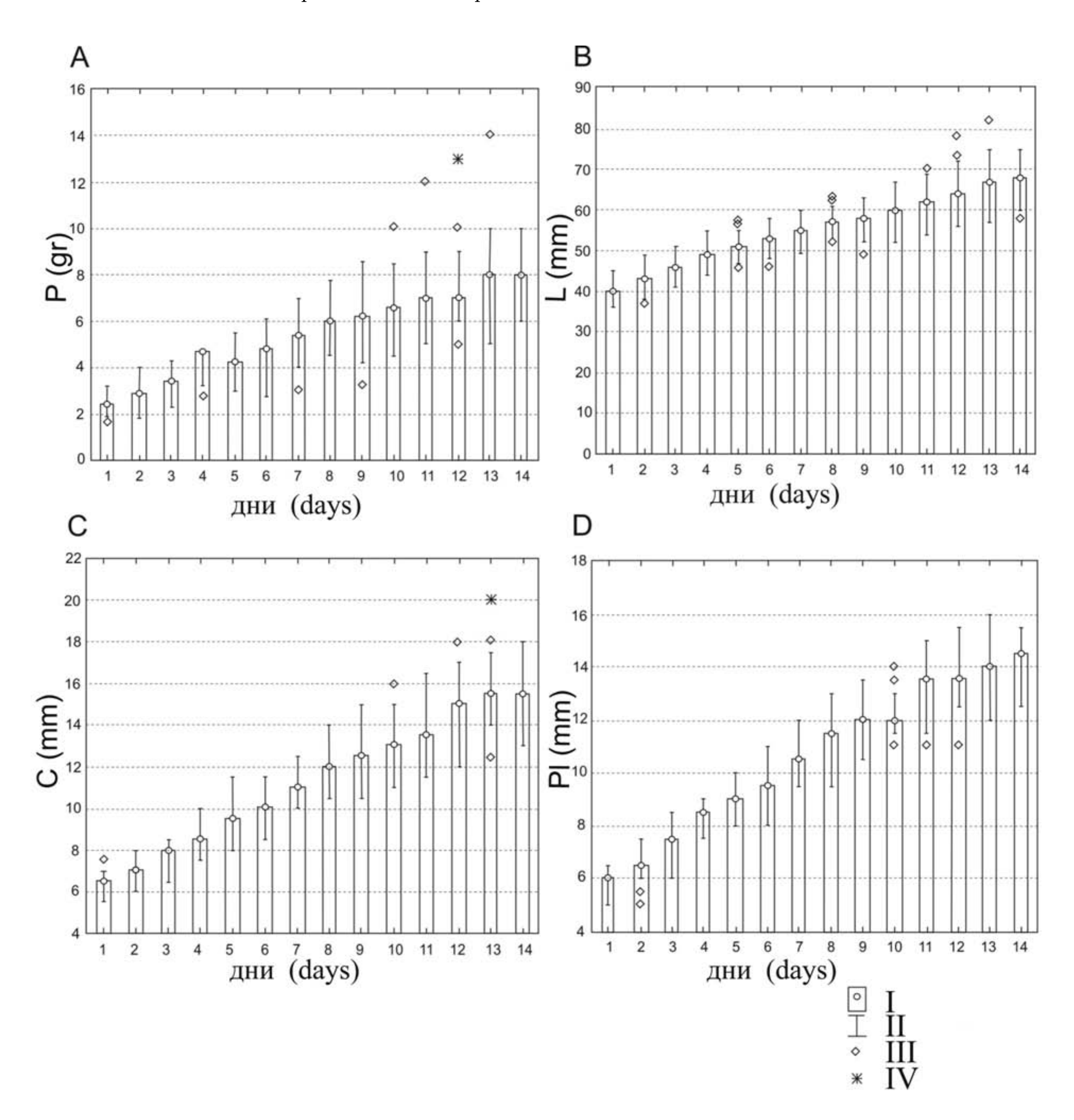


Рис. 2. Рост детенышей *A. gromovi* с 1-го по 14-й день развития: A – масса тела (P, г); B – длина тела (L, мм); C – длина хвоста (C, мм); D – длина ступни (Pl, мм); I – среднее значение; II – стандартное отклонение от среднего; III – выпадающие значения; IV – экстремумы.

Fig. 2. Growth of the *A. gromovi* pups during the first 14 days of the development: A – weight (P, gr); B – body length (L, mm); C – tail length (C, mm); D – foot length (Pl, mm); I – median; II – non-outlier range; III – outliers; IV – extremes.

A. middendorffii и *A. maximowiczii*. Монгольская полевка, по данным Мейер [Meyer] (1983), имеет меньшие выводки и самый большой межродовой интервал, что компенсируется меньшим процентом смертности детенышей в первые 18 дней жизни. Е.И. Павлов [Pavlov] (1966), однако, указывает, что в пометах монгольских полевок, как правило, от 5 до 8 детенышей. Наибольший процент гибели детенышей в первые 18 дней наблюдается у полевки Громова. Соотношение полов, которое мы определяли на третьи сутки после рождения, близко к 1:1 (47% ♂♂; 53% ♀♀). Для других видов, взятых для сравнения, также было отмечено соотношение полов в пометах приблизительно равным 1:1.

Сравнение особенностей размножения *A. gromovi* с таковыми полевок *A. maximowiczii, A. middendorffii* и *A. mongolicus* представлено в Табл. 1, а в Табл. 2 приведена удельная скорость роста детенышей с первого по десятый день развития. В сводных таблицах и рисунках нами были использованы литературные материалы (Павлов [Pavlov] 1966; Покровский и др. [Pokrovski at al.] 1975; Мейер и др. [Meyer at al.] 1996). Представленные результаты демонстрируют достаточно высокую удельную скорость роста массы тела детенышей полевок Громова. Медленнее всего увеличивается масса тела у монгольской полевки. Удельная скорость увеличения линейных размеров (длина тела и хвоста) полевок *A. gromovi, A. maximowiczii*

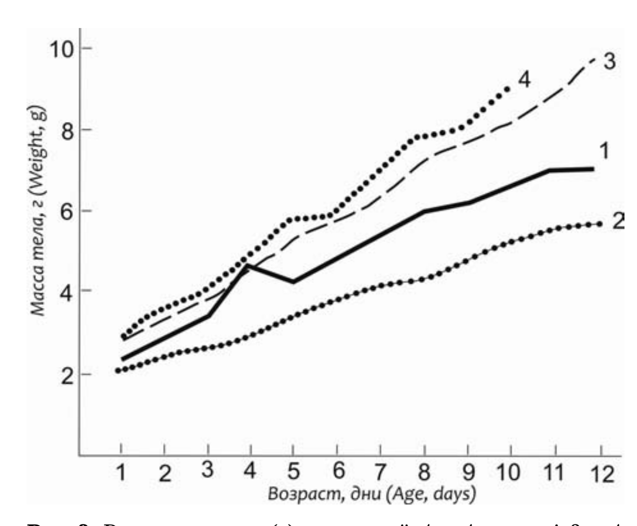


Рис. 3. Рост массы тела (г) детенышей: 1 – *A. gromovi,* 2 – *A. mongolicus,* 3 – *A. middendorffii,* 4 – *A. maximowiczii.*

Fig. 3. Increase of the body weight (gr) of pups: 1 – *A. gromovi,* 2 – *A. mongolicus,* 3 – *A. middendorffii,* 4 – *A. maximowiczii.*

и *A. mongolicus* в первые 10 дней жизни приблизительно равнозначна. Значительные отличия можно заметить лишь по длине стопы, которая растет наиболее интенсивно у полевки Максимовича и наиболее медленно у монгольской полевки. Полевка Громова занимает по этому показателю промежуточное положение. Все три вида в первые 10 дней жизни интенсивнее всего набирают вес и медленнее всего наращивают длину тела. Длина хвоста и стопы увеличиваются со средней интен-

Таблица 5. Темпы постнатального развития полевки *A. gromovi.*

Table 5. Rate of the postnatal development of the vole *A. gromovi.*

Наличие признака, % (Presence of character, %)	Возраст, дни (Age, days)													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Обособление ушных раковин (Ears up)		48	97	100										
Расхождение пальцев на передних конечностях (Dactyl's apostatis on forelimbs)								2	27	56	94	98	100	
Расхождение пальцев на задних конечностях (Dactyl's apostatis on hindlimbs)											23	75	87	100
Прорезывание верхних резцов (Eruption of upper incisors)					22	49	90	100						
Прорезывание нижних резцов (Eruption of lower incisors)				7	69	89	100							
Прозревание (Eyes open)									10	60	94	100		

Таблица 6. Сравнение постнатального развития полевок *Alexandromys gromovi, A. mongolicus, A. middendorffii* и *A. maximowiczii*.
Table 6. Comparison of the postnatal development of voles *Alexandromys gromovi, A. mongolicus, A. middendorffii* and *A. maximowiczii*.

Признаки (Characters)	Вид	Возраст, дни (Age, days)
Обособление ушных раковин (Ears up)	*A. gromovi*	2–4
	A. mongolicus	1–4
	A. middendorffii	1–3
	A. maximowiczii	1–3
Прорезывание резцов (Eruption of incisors)	*A. gromovi*	5–8
	A. mongolicus	2–7
	A. middendorffii	4–6
	A. maximowiczii	3–6
Прозревание (Eyes open)	*A. gromovi*	9–12
	A. mongolicus	8–12
	A. middendorffii	7–11
	A. maximowiczii	6–11
Расхождение пальцев на передних конечностях (Dactyl's apostatis on forelimbs)	*A. gromovi*	8–13
	A. mongolicus	5–10
	A. middendorffii	7–12
	A. maximowiczii	6–10
Расхождение пальцев на задних конечностях (Dactyl's apostatis on hindlimbs)	*A. gromovi*	11–14
	A. mongolicus	8–12
	A. middendorffii	7–12
	A. maximowiczii	8–11

сивностью. Для полевки Миддендорфа в литературе аналогичных данных нами не найдено.

Половой диморфизм. Особенности проявления полового диморфизма детенышей с третьего по десятый день (дни, когда четко различим пол детенышей) отражены на Рис. 1. Самцы имеют более крупные размеры, хотя различия достигают значимости лишь на 5-й день по длине хвоста и на 7-ой – по длине ступни. Также установлено значимое преобладание массы тела самок на 4-й день роста, что связано, по-видимому, с более интенсивным потреблением ими молока матери. Половозрелые самцы полевки Громова почти в полтора раза тяжелее самок. Длина тела и хвоста самцов незначительно превышает таковую самок. Наименьшие различия между полами отмечены по длине стопы и ушной раковины (Табл. 3). У полевок *A. middendorffii* и *A. maximowiczii* среди взрослых особей наблюдается сходная картина полового диморфизма. Лишь у монгольской полевки самцы и самки имеют приблизительно сходные размеры.

Темпы роста и развития. Темпы возрастных изменений массы и линейных размеров тела полевки Громова с 1-го по 14-й день представлены на графиках (Рис. 2) и в Табл. 4. Наибольшими темпами роста характеризуются масса тела и длина ступни (Мейер и др. [Meyer at al.] 1996). На Рис. 3 представлен рост массы тела детенышей рассматриваемых видов. По этому показателю полевка Громова занимает промежуточное положение между мелкой монгольской и более крупными

полевками Миддендорфа и Максимовича. Это же соотношение сохраняется у взрослых животных (Табл. 3).

Данные по темпам постнатального развития детенышей представлены в Табл. 5, а в Табл. 6 приведено сравнение основных показателей у *A. gromovi* с таковыми у полевок *A. maximowiczii, A. mongolicus* и *A. middendorffii* (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996). Для детенышей полевки Громова характерны более поздние сроки развития, чем у полевки Максимовича: обособление ушных раковин начинается и заканчивается на сутки позже, прорезывание резцов происходит на двое суток позже, прозревание у полевки Максимовича протекает с 6-го по 11-й день, у полевки Громова – с 9-го по 12-ый день. Аналогичные отличия обнаружены и в расхождении пальцев на передних и задних конечностях, хотя по данному признаку возможны ошибки из-за погрешностей при сравнении наблюдений разных авторов. При сопоставлении данных по развитию детенышей *A. gromovi* наибольшее сходство установлено с *A. mongolicus*: обособление ушных раковин у них заканчивается на 4-й день, прозревание – на 12-й день. Прорезывание резцов также происходит в более поздние сроки: у *A. mongolicus* на 7-й, у *A. gromovi* на 8-й день, тогда как у *A. maximowiczii* и *A. middendorffii* процесс заканчивается уже на 6-й день.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения размножения и постнатального онтогенеза *A. gromovi* обнаружено сходство в развитии их детенышей с таковыми у *A. mongolicus*. Для них отмечены более поздние сроки по формированию наиболее важных для перехода к самостоятельной жизни признаков: обособление ушных раковин, прорезывание резцов, прозревание. Наибольшие различия в развитии детенышей выявлены у *A. gromovi* и *A. maximowiczii*. Для *A. gromovi* характерна высокая смертность детенышей: за первые две недели погибают 26.58% новорожденных. Размножение полевок *A. gromovi* в виварии ЗИН протекало круглогодично без выраженных сезонных изменений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Л.Л. Войта за отлов полевок Громова, послуживших основателями лабораторных колоний; В.Г. Маликову – за помощь в содержании животных, а также рецензентам А.Э. Айрапетьянц и Н.С. Косенковой за ценные замечания. Работа частично выполнена при поддержке гранта РФФИ № 13-04-00930-а.

ЛИТЕРАТУРА

Abramson N.I. and Lissovsky A.A. 2012. Subfamily Arvicolinae Gray, 1821. *Archives of Zoological Museum of MSU*, **52**: 220–276.

Bannikova A.A., Lebedev V.S., Lissovsky A.A., Matrosova V., Abramson N.I., Obolenskaya E.V. and Tesakov A.S. 2010. Molecular phylogeny and evolution of the Asian lineage of vole genus *Microtus* (Rodentia: Arvicolinae) inferred from mitochondrial cytochrome b sequence. *Biological Journal of the Linnean Society*, **99**: 595–613.

Bashenina N.V. 1977. The ways of adaptation in mouse-like rodents. Moscow, 355 p. [In Russian].

Haring E., Sheremetyeva I.N. and Kryukov A.P. 2011. Phylogeny of Palearctic vole species (genus *Microtus*, Rodentia) based on mitochondrial sequences. *Mammalian Biology*, **76**: 258–267.

Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Korobitsina K.V., Nemkova G.A., Konovalova E.V., Korablev V.V. and Voyta L.L. 2008. Chromosomal forms of *Microtus maximowiczii* (Schrenk, 1859) (Rodentia, Cricetidae): variability in 2n and NF in different geographic regions. *Russian Journal of Theriology*, **7**(2): 89–97.

Lissovsky A.A., Obolenskaya E.V., Abramson N.I., Dokuchaev N.E., Yakimenko V.V., Mal'kova M.G., Bogdanov A.S. and Ivanova N.V. 2010. Geographic variation of *Microtus middendorffii* (Cricetidae, Arvacolinae, Rodentia) sensu lato studied by craniometrical and mitochondrial features. *Russian Journal of Theriology*, **9**(2): 71–81.

Lissovsky A.A. and Obolenskaya E.V. 2011. The structure of craniometrical diversity in the grey voles *Microtus* of the subgenus *Alexandromys*. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **315** (4): 461–477. [In Russian].

Malikov V.G. and Meyer M.N. 1990. The peculiarities of reproduction and postnatal ontogenesis of highland and lowland species of voles (Rodentia, Arvicolinae) in connection with their spreading. Fauna, systematics and evolution of mammals. Chyroptera, Rodentia. *Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, **225**: 21–33. [In Russian].

Meyer M.N. 1978. The systematics and intraspecific variability of the Far East voles (Rodentia, Cricetidae). *Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, **75**: 3–62. [In Russian].

Meyer M.N. 1980. The Transcaspian (*Microtus transcaspicus* Satunin, 1905) and the Kyrgyz (*Microtus*

kirgisorum Ognev, 1950) voles of the Middle Asia and Kazakhstan. *Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, **99**: 3–61. [In Russian].

Meyer M.N. 1983. The peculiarities of reproduction and postembryonic development of the Mongolian vole (*Microtus mongolicus* Radde, 1861). *Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, **99**: 43–47. [In Russian].

Meyer M.N., Golenishchev F.N., Radzhabli S.I. and Sablina O.V. 1996. The grey voles (subgenus Microtus) of Russia and adjacent territories. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **232**: 1–320. [In Russian].

Musser G.G. and Carleton M.D. 2005. Superfamily Muroidea. In: D.E.Wilson and D.M.Reeder (Eds.) Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference, 3rd edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD: 894–1531.

Pavlinov I.Ya. and Lissovsky A.A. 2012. The mammals of Russia: the taxonomic and geographical directory. *Trudy Zoologicheskogo Muzeya MGU*, **52:** 1–604. [In Russian].

Pavlinov I.Ya. and Rossolimo O.L. 1998. The systematics of mammals of the USSR: the supplement. (The study of fauna). MGU, Moscow, 190 p. [In Russian].

Pavlov E.I. 1966. Some results of the study of nature in Transbaikalia. Abstract of the Candidate of Biological Sciences thesis. Chita, 28 p. [In Russian].

Pozdnyakov A.A. 1996. The phylogeny problems of voles of the subgenus *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*). The variability and the data on paleontology. Problemi filogeneza polevok podroda *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*). *Zoologicheskiy zhurnal*, **75**(1): 133–138. [In Russian].

Sablina S.A. and Tihonova E.P. 2012. The postnatal development and some characters of reproduction in two rat species (*Rattus rattus* Linnaeus 1758 and *Rattus tanezumi* Temminck, 1844). *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences,* **316**(1): 71–82. [In Russian].

Sheremetyeva I.N., Kartavtseva I.V. and Voyta L.L. 2006. The clarification of *Microtus maximowiczii gromovi* Vorontsov et al., 1988 vole's taxonomic rank by use of karyological and morphological methods. The biodiversity of ecosystems in Inner Asia. Vol. 1. Buryatski nauchni tsentr SO RAN, Ulan-Ude: 201–202. [In Russian].

Sheremetyeva I.N., Kartavtseva I.V., Haring E., Frisman L. and Kryukov A.P. 2008. Morphological and genetic characteristics of *Microtus maximowiczii gromovi* Vorontsov, Boeskorov, Lyapunova et Revin, 1988. Rodens et Spatiun on Rodent Biology: XI International Conference. Myshkin: 84.

Sheremetyeva I.N., Kartavtseva I. V., Kryukov A.P., Haring E. and Voyta L.L. 2009. Morphometric analysis of intraspecific variation in *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) in relation to chromosomal differentiation with reinstatement of *Microtus gromovi* Vorontsov, Boeskorov, Lyapunova et Revin, 1988, stat. nov. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **47**(1): 42–48.

Shmalgauzen I.I. 1935. Definition of the basic notions and method of growth study. In: Growth of animals. Biomedgiz, Moscow – Leningrad: 8–60. [In Russian].

Tsvetkova A.A. and Krivosheev V.G. 1985. Growth and development of the Subarctic voles (Microtinae) during the first month of post-embryonic period. In: Ecology of mammals of tundra and sparse forest in North-East of Siberia. Vladivostok: 133–145. [In Russian].

Vorontsov N.N., Boeskorov G.G., Lyapunova E.A. and Revin Ju.V. 1988. A new chromosomal form and variability of molars in *Microtus maximowichii* (Rodentia, Cricetidae). *Zoologicheskiy zhurnal,* **67**(2): 205–215. [In Russian].

Voyta L.L., Golenishchev F.N. and Tiunov M.P. 2013. Analysis of shape and site variation of the first lower molar in Far-East grey voles of genus *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) from Russian fauna using geometric morphometry. *Russian Journal of Theriology*, **12**(1): 19–32.

Zorenko T.A. 1981. The comparative analysis of postnatal development of voles within *Microtus arvalis* group. In: Ecological and behavioural investigations of vertebrate animals in the Baltic States. Riga: 25–47. [In Russian].

Представлена 10 декабря 2014; принята 31 августа 2015.